云 南 植 物 研 究 1999, 21 (3): 351 ~ 356
Acta Botanica Yunnanica

四种沙棘雌花形态及发育的研究*

马瑞君[1] 李常宝[2] 廉永善[1] 丁 兰[1]
([1]西北师范大学生物系，兰州 730070)
([2]中国科学院植物研究所，北京 100093)

摘要 用常规石蜡切片法研究了4种沙棘雌花的发育过程。结果表明4个种极为相似，大部分差别表现在数量特征上，说明种的特征在这一阶段的组织和细胞水平尚未明显反映出来。但是4种沙棘在发育节律上存在差异。西藏沙棘在减数分裂Ⅰ阶段出现了一种新的二分体的不同步现象；中国沙棘孢原细胞持续时间长，柱头与花粉粒同步发育，而胚囊的形成总是滞后于花粉粒。推断这种现象可能是胚囊的发育需要更温暖的环境条件，或者是花粉管的某种刺激作用；从大孢子母细胞到胚囊成熟进程很快。因此，以柱头张开产生分泌物来判断胚囊成熟对中国沙棘是不适宜的。

关键词 沙棘，雌花，形态，发育
分类号 Q 945

Studies on the Morphology and Development of Female Flowers of Four Species in the Genus *Hippophas*

MA Rui - Jun[1], LI Chang - Bao[2], LIAN Yong - Shan[1], DING Lan[1]
([1] *Department of Biology*, *Northwest Normal University*, Lanzhou 730070)
([2] *Institute of Botany*, *The Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract The morphology and development of female flowers of four species in *Hippophae* were studied. The result shows that four species are similar, and the differences among them are only in some quantitative characters. It indicates that properties of the species do not obviously appear as yet at the tissue level during the development of female flowers morphology and embryo sac. But the development rhythm or process in four species is different. A new asynchronous meiosis of dyad was discovered in *Hippophae tibetana* Schlecht. The archesporial of *H. rhamonides* have a long time of staying. The development of its stigma and pollen is synchronous but the maturity of the embryo sac is always after the maturity of its pollen. The phenomenon may result from the the development of embryo sac which requires warmer condition or certain simulants. It is not reasonable to judge the maturing embryo sac of allicable in *H. rhamonides* according to the state of stigma opening and its secretion.

Key words *Hippophae*, Female flower, Morphology, Development

---

* 甘肃省教育委员会科研基金资助
1998 - 06 - 02 收稿，1998 - 08 - 06 接受发表

沙棘属（*Hippophae*）植物以其耐脊薄、耐干旱、果实富含Vc和沙棘油、枝叶含高蛋白、根系有根瘤等诸多优良特性，在国内外已被广泛地开发利用，并带动了该属植物生物学各方面的研究不断深入和扩展。迄今，在细胞学（Rousi，1980；刘琰等，1988；冯显逵等，1988；曹亚玲等，1989）、系统及分类学（Rousi，1971；刘尚武等，1978；廉永善等，1991a，1991b）、结构植物学（Sozonova，1989；张新英，1990；张吉科等，1995;）及分子水平的研究（Solonenko，1989；吕荣森等，1989；马瑞君等，1997）等方面已有大量的报道，然而生殖生物学方面的研究仅见李文钿等（1988）对中国沙棘雄花发育的报道。显然，在沙棘研究领域，生殖生物学是一个非常薄弱的环节。

1 材料和方法

沙棘属植物在我国有6种4亚种，主要分布在青藏高原、黄土高原及横断山区。本项研究选用了生长在青海祁连县的中国沙棘（*H.rhamonides* L. subsp. *sinensis* Rousi），棱果沙棘（*H.goniocarpa* Lian，X. L. Chen et K.Sun.），肋果沙棘（*H. neurocarpa* S.W.Liu et T.N.He），西藏沙棘（*H.tibetana* Schlecht.），生长地海拔2 700～3 500 m。

1995年果期选样定点。1996年3月16日开始，在定点的植株上采取枝条，携回室内，立即用FAA固定一批，其余水培。逐日固定，每日2次。同时每隔3～5 d在野外采集固定一次作为发育进程的对照，持续至5月底，柱头露出约2 mm，雄花开始散粉为止；固定的材料经常规石蜡切片制片，厚度10～18 μm。铁矾苏木精－固绿对染，光学显微镜下观察并照相。

2 观察结果

2.1 雌花发育的一般过程

2.1.1 雌花的外部形态和结构　沙棘的雌株枝条上常有2种芽，顶部为枝芽，基部为混合芽，枝芽和混合芽的数量因枝条的长度而异。每个混合芽中，上部长叶，下部着生1～4对雌花。芽期，每朵雌花被包于一片舟形芽鳞中，由两片萼片愈合而成的瓶状萼筒和由萼苞包裹的雌蕊组成（图版Ⅰ：1，图版Ⅱ：13，15）。雌蕊单心皮，可明显地区分为子房，花柱和柱头三部分。子房椭圆形，一室，室基部生一倒生胚珠，子房壁5～6层细胞；花柱在芽期缩短，被包于萼筒内，随着雌花生长逐渐露出，发育充分后，长约2 mm，中为引导组织；柱头长三角状，翻卷，长度约与子房相等，受精面凹凸不平，呈黄绿色。

2.1.2 胚珠的发育和胚囊的形成　由子房壁基部产生的胚珠原基为一团分生组织细胞（图版Ⅰ：1），其基部细胞分裂形成细长形珠柄并弯曲，顶部细胞为珠心。很快在珠心外侧发生内、外珠被。同时，内部第四层细胞下（即珠心中央）分化出孢原细胞（图版Ⅰ：2～5）。随后，珠心细胞增多，珠被延长整个胚珠向下弯转，孢原细胞逐渐长大成为大孢子母细胞，大孢子母细胞仍然位于珠心中央（图版Ⅰ：6，7）。进一步发育，胚珠继续增大并形成典型的倒生胚珠，二层珠被汇合形成“S”型珠孔。同时，大孢子母细胞减数分裂成直列型四分体。胚囊发育为蓼型，四分体靠近珠孔端的3个细胞依次退化，合点端的

一个细胞体积增大为功能大孢子（图版Ⅰ：8），其经过连续的 3 次有丝分裂，最后形成具有 7 个细胞 8 个核的成熟胚囊（图版Ⅰ：10），但很快反足细胞解体，成熟胚囊只剩下卵器和中央细胞（图版Ⅰ：11，12）。

2.1.3 外部形态和内部结构的相关性　雌蕊结构复杂，很难用简单压片法来检查其发育阶段。为了准确判断雌蕊内部的发育情况，在两性花中，常以同一花中雄蕊的长度作参照。沙棘为单性花，要确定内部的发育情况，只能以自身的外部形态作为判断的标准。在研究中笔者总结出了雌花外形特征与内部发育进程的相关性（表 1）。

表 1　雌花外形特征与内部发育进程的相关性

Table 1　The relativity of outer morphology and inner on the female flowers

	未分化 - 孢原细胞	母细胞 - 四分体	单核胚囊 - 四核胚囊	成熟胚囊 - 合子
中国沙棘	0.5～2 mm. 子房瘦小柱头露出			3～4 mm
棱果沙棘	0.5～1 mm 柱头未露	1～2 mm 柱头露尖	2～2.5 mm 柱头明显可见	2.5～3 mm 柱头湿润发亮
肋果沙棘	0.5～1 mm 柱头未露	1～1.7 mm 柱头露尖	1.8～2 mm 柱头露出	2.1～ -3.5 mm 见花柱
西藏沙棘	0.3～1 mm 萼苞紧包	1～1.4 mm 柱头未露	1.5～2 mm 柱头露尖	2～3 mm 柱头完全露出

2.2 沙棘属植物雌花发育中的个体差异

3.2.1 外部形态的差异　花芽：沙棘植物在当年 9 月～次年 3 月为芽期。经廉永善等人及我们的野外观察，4 个种雌花芽在外形上具有较明显的差异，这种差异可作为种的鉴别特征，详见表 2。

表 2　四种沙棘雌花芽外形特征

Table 2　The outer characters on floral bud of four species

	中国沙棘	棱果沙棘	肋果沙棘	西藏沙棘
混合芽	十字形	近十字形，卵状二裂，第二对芽鳞明显可见	卵形，2 个鳞片顶端呈分裂状	卵形，二鳞片顶部二裂
数量（个）	6～10	2～4	2～6	2～4

2.2.2 内部结构及其时间进程的差异　在雌花的整个发育过程中，中国沙棘表现的较为特殊，即从 3 月 16 日第一次取材到 4 月 25 日室内水培 28 天人工授粉时（野外材料到 5 月初）内部一直停留在孢原细胞阶段，子房外观瘦小，但花柱、柱头明显伸长，授粉后，柱头有接受花粉的能力，并能使之萌发（图版Ⅱ：13，14）。我们同时观察了兰州地区 4 月 5 日至 4 月 18 日采取的材料，情况相同；棱果沙棘和肋果沙棘 3 月中旬到 4 月上旬，从未分化到孢原细胞阶段，4 月下旬至 5 月上旬是胚囊母细胞到二核胚囊的阶段，从二核胚囊到成熟胚囊历时一周左右；西藏沙棘启动较晚，3 月底到 4 月下旬从未分化到孢原细胞，二核胚囊阶段持续的比较长，从二核胚囊到成熟胚囊需一周左右。

此外西藏沙棘在胚囊发育过程中出现特殊的图象：①珠孔端一列 3 个细胞；②一列 2 个细胞，珠孔端还有一个细胞退化的痕迹；③珠孔端 2 个细胞，合点端一个大细胞内有 2

个或4个细胞核（图版Ⅱ：17～19）。笔者推断，这可能是西藏沙棘在第一次减数分裂结束后，两个子细胞不同步发育，近珠孔端的一个先分裂成两个子细胞，这时加上合点端的一个未分裂的细胞，共3个细胞（即图象①），然后合点端的一个细胞进行第二次减数分裂，同时珠孔端的细胞依次解体，（即图象②）；接着合点端的功能大孢子进行一次或两次核分裂，加上珠孔端尚未退化的两个细胞，（即图象③），进一步珠孔端两个细胞退化，4核胚囊发育为8核胚囊，很快反足细胞消失，故成熟胚囊仅剩中央细胞和卵器。肋果沙棘反足细胞退化较其它3个种为晚。

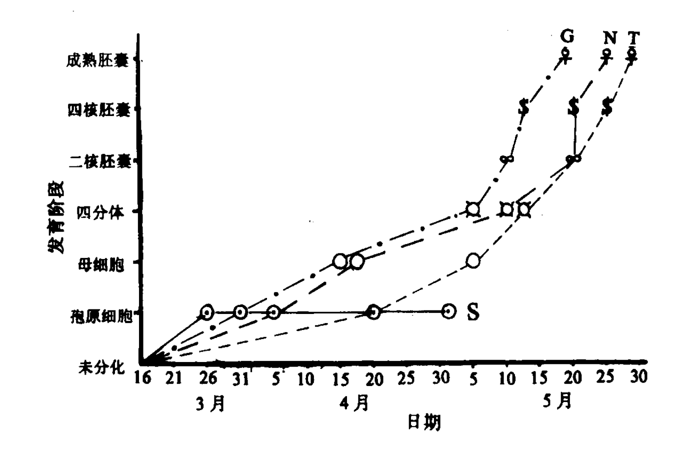
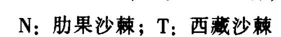


图1 在青海祁连县自然条件下4种沙棘胚囊发育进程

Fig. 1 The development process of embryo sac of four species under nature condition in Qilian county, Qinghai

S：中国沙棘；G：棱果沙棘；


N：肋果沙棘；T：西藏沙棘

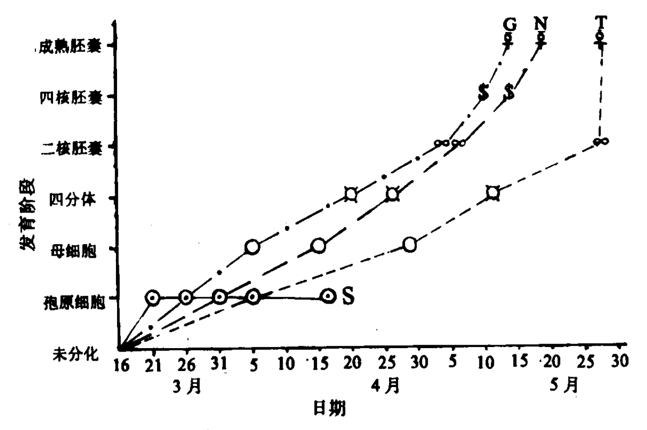


图2 在青海祁连县室内水培条件下（15～18℃）4种沙棘胚囊发育进程

Fig. 2 The development process of embryo sac of four species under water culture in laboratory

S：中国沙棘；G：棱果沙棘；

N：肋果沙棘；T：西藏沙棘

室内水培条件仅对大孢子的发育有影响，而对胚囊发育无明显影响，特别是二核胚囊以后，室内、外发育进程非常接近。这可能由于3月中旬至4月上旬室内、外温差较大。4月中旬以后室内、外温度基本一致，致使二者发育节律也趋于同步（图1，2）。

4 结果分析

4种沙棘雌花发育过程比较相似，其共同特征是：一个胚珠、倒生、基底胎座、厚珠心、双珠被、“S”型珠孔；孢原细胞直接长大成大孢子母细胞、蓼型胚囊、反足细胞退化早等。从已有的生殖生物学资料看，属下各类群有性生殖过程往往比较一致。陈令静等

(1991) 对蓝果树属的植物胚胎学进行了比较研究，结果说明：中国蓝果树与北美间断分布的蓝果树种类间有极大的相似性，尽管它们之间存在着遥远的地理隔离。从研究的 4 种演化水平不同的沙棘的雌花发育亦可证明。这说明生殖生物学特征在属内种间较少变异，或者说种的特征在这一阶段的组织水平、细胞水平尚未明显反映出来，这也是生殖生物学资料常被用于属级或属级以上水平的分类和系统学研究的原因。但是从发育节律上能看出 4 个种的差异，不过，我们尚不能肯定这种差异是环境条件造成的还是遗传本质的表现。中国沙棘，棱果沙棘，肋果沙棘，孢原细胞发生均早于西藏沙棘，在前三者中中国沙棘孢原细胞分化略早，持续时间长，似乎在等待更温暖的气候条件到来之后，大孢子母细胞才能形成；造成这种差异的原因可能是各个种有丝分裂和减数分裂过程对温度的要求不同，这种不同可能是长期进化历史的沉积。

沙棘属植物胚囊发育过程属蓼型，但西藏沙棘在减数分裂 I 阶段出现二分体的不同步分裂现象，Johri (1984) 曾描述过仙人掌仙科 (Cactaceae)、苋科 (Amaranthaceae)、五加科 (Araliaceae)、石竹科 (Caryophyllaceae)、和兰科 (Orchidaceae) 等植物减数分裂中的不同现象，但分裂的式样与西藏沙棘的不同，因而，笔者推断这可能是一种新的二分体不同步分裂类型。

大孢子发生和胚囊成熟滞后于花粉的现象，任玲、王伏雄 (1978) 曾报道兜兰在传粉后 15 天开始出现孢原细胞，30 天左右大孢子母细胞进入减数分裂，而从减数分裂到胚囊成熟只需 10 天左右。中国沙棘孢原细胞阶段持续约一个月，传粉后 10 天或更长的时间孢原细胞才开始进一步发育。推断其从大孢子母细胞到胚囊发育成熟进程很快，大约 1 周左右即可完成。以往在判断胚囊是否发育成熟常以柱头张开产生分泌物为参照。从我们观察结果看，这种参照在中国沙棘中是不适宜的，中国沙棘柱头张开总是先于胚囊成熟。或者说，中国沙棘柱头与花粉粒同步发育，而胚囊的形成总是滞后于花粉粒。出现这种现象可能是胚囊发育时要求更温暖的环境条件，或者是胚囊的发育进程需要花粉管的某种刺激作用。

参考文献

马瑞君，李常宝，刘艳玲等．1997．四种沙棘种子可溶性蛋白谱带分析研究．沙棘，**10** (3)：4～9

冯显逵，宋荣霞，1988．三种沙棘属植物核型分析．沙棘，**2**：16～19

吕荣森，莫卫平，陈素文，1989．中国沙棘植物过氧化物酶同工酶分析．见：李承节，季仰斌，阎晋民编．沙棘文献摘要．北京：中国林业出版社，**37**：110～114

刘尚武，何廷农，1978．青藏高原的沙棘．植物分类学报，**16** (2)：106～108

刘琰，徐炳声，1988．中国沙棘的核型分析．武汉植物学研究，**6** (2)：195～197

任玲，王伏雄，1987．兜兰胚胎学的研究．植物学报，**27** (1)：14～21

李文钿，朱彤，1988．中国沙棘花部形态学和胚胎学研究 I．雄花的形态发育．林业科学，**24** (3)：276～281

张吉科，张小民，张国伟，1995．中国沙棘表皮毛的形态分布和类群的研究．林业科学，**31** (5)：408～413

张新英，1990．不同生境下沙棘茎次木质部结构比较研究．植物学报，**32** (12)：909～915

陈令静，钱南芬，王伏雄，1991．中国蓝果树的胚胎学研究．植物分类学报，**29** (6)：504～510

曹亚玲，吕荣森，1989．中国沙棘植物核型分析．植物分类学报，**27** (2)：118～123

廉永善，陈学林，1991a．沙棘属植物起源的研究．甘肃科学学报，**3** (3)：13～23

廉永善，陈学林，1991b．沙棘属植物的性状演化及其意义．沙棘，**14**（2）：16～20

Johri B M, 1984. Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer－Verlag.

Rousi A, 1971. The genus *Hippohae* L. a taxonomy study. *Annales Botanic Fenn*, **8**: 117～277

Rousi A Arohonka, 1980. C－bands and ploidy level of *Hippophae rhamnoides*. *Hereditas*, **92**: 329～330

Soloenko L P, Shishkina E E, 1989. Electrophoretic and amino acid analysis of proteins in the Seabuckthorn fruit. Proceedings of International Symposium on Seabuckthorn. Xian. 91～95

Sozonova L I, 1989. Physiological aspects of oil accumulation in sea buckthim fruit flesh. Proceedings of International Symposium on Seabuckthorn. Xian. 171～181

图版说明

图版Ⅰ 1．2，中国沙棘．1，雌花纵切．示胚珠原基（↑），×100．2，胚珠内分化出孢原细胞（↑）和珠被（in），×200．3～5示刚分化的胚珠（↑）．3，棱果沙棘，×264．4，肋果沙棘，×220．5，西藏沙棘，×300．6，西藏沙棘，示胚囊母细胞（↑），×300．7－9，棱果沙棘．7，胚囊母细胞（↑），×200．8，示珠孔端3个退化的细胞（↑）和功能大孢子（m），×350．9，二核胚囊（bes），×350．10，肋果沙棘．示雌配子体．e：卵细胞，pn：二极核，ac：反足细胞（1个反足细胞和2个助细胞未切上），×150．11，西藏沙棘，示卵细胞（e）和1个助细胞（s），×200．12，中国沙棘．示极核（pn）和卵细胞（e），×100．

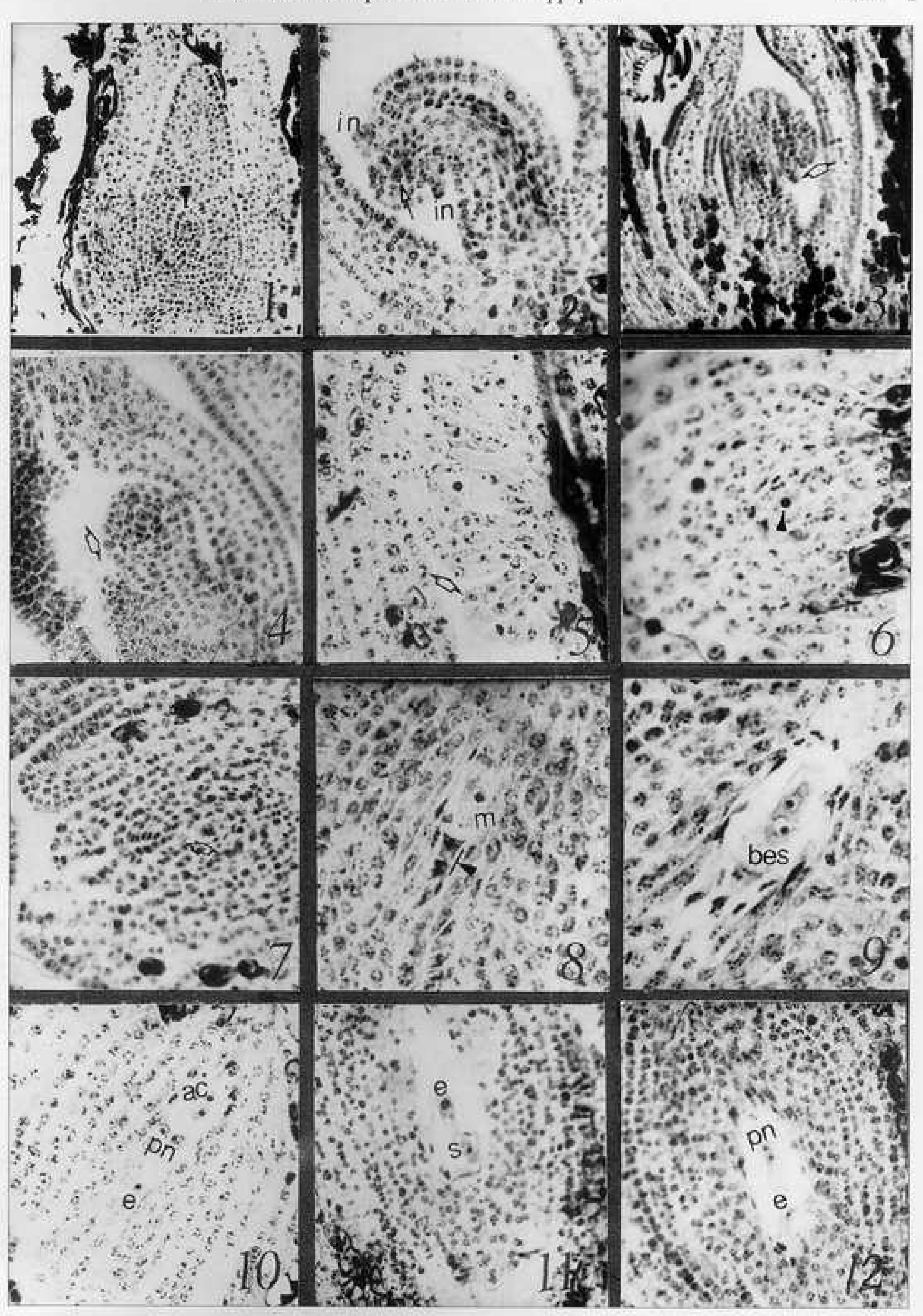
图版Ⅱ 13，14．中国沙棘．13，雌花纵切．示柱头、花柱已发育成熟并有花粉粒在柱头上萌发（见14放大图箭头所指），×50．14，图13柱头局部放大，×110．15～19西藏沙棘．15．雌花纵切，×60．16．二分体（↑），×500．17．二分体不同步分裂．形成一列3个细胞（↑），×300．18，珠孔端的一个细胞退化（↑），×200．19，二核胚囊（bes）和珠孔端未完全退化的两个细胞（↑），×300．

Explanation of Plates

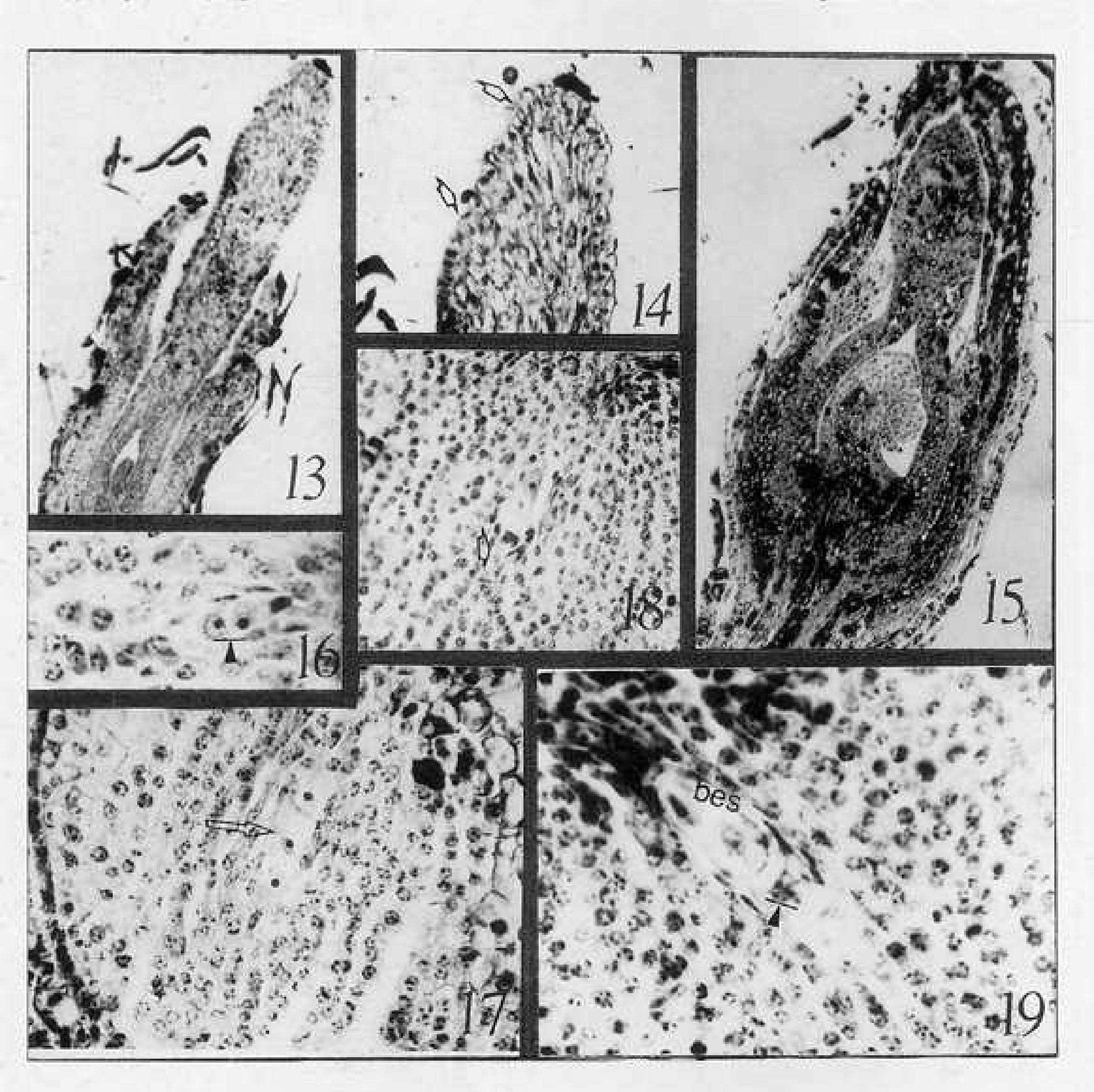
Plate I: 1,2: Longitudinal section of female flowers of *H. rhamonides* L

1. Ovular primordium (↑). ×100; 2. Differentiation initial stage of archesporialcell (↑) and integument (in). ×200; 3～5. Immature ovule (↑) of 3 species. 3. *H. goniocarpa*. ×264; 4. *H. neurocarpa*. ×220; 5. *H. tibetana*. ×300; 6. Megasporocyte (↑) of *H. tibetana*. ×300; 7～9. *H. goniocarpa* 7. Megasporocyte (↑). ×200; 8. Showing three degenerative cells (↑) near the micropyle and one surviving megaspore (m) on the chalaza end. ×350; 9. Binucleate embryo sac (bes). ×350; 10. Female gametophyte of *H. neurocarpa*. e: egg, pn: polar nuclei, ac: antipodal cells, (one antipodal cell and two synergids are other side). ×150; 11. Showing egg (e) and one synergid (s) of *H. tibetana*. ×200; 12. Showing egg(e) and two polar nuclei (pn) of *H. rhamonides*. ×100;

Plate Ⅱ: 13,14. *H. rhamonides*. 13. Longitudinal section of female flower, showing stigma, style and germinated pollen grains on the stigma (see fig 14 ↑). ×50; 14. Enlargement of the upper portion stigma of fig 13. ×110; 15～19. *H. tibetana*. 15. Longitudinal setion of female flower. ×60; 16. Dyad (↑). ×500; 17. Formed three cells arranged in a straight line (↑) after asynchronous meiosisof the dyad, ×300; 18. One cell degeneration (↑) near the micropyle. X200; 19. Binucleate embryo sac (bes) and degererating two cells (↑) near the micropyle. ×300



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text